Unterscheidungsmerkmale von *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758) und *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (Lepidoptera, Pieridae) und ihre Eignung zur Artbestimmung

Anja Freese und Konrad Fiedler

Dipl.-Biol. Anja Freese, Büro für Ökologische Forschung und Planung Geyer & Dolek, Gemein 12, D-95463 Bindlach, Deutschland;
E-Mail: a.freese@gmx.net (Korrespondenzanschrift)

Prof. Dr. Konrad Fiedler, Lehrstuhl Tierökologie I, Universität Bayreuth, D-95440 Bayreuth, Deutschland

Zusammenfassung: Anhand umfangreicher Stichproben wurde die Eignung verschiedener, in der Literatur diskutierter morphologischer Merkmale zur sicheren Artbestimmung im Zwillingsartenpaar *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758) und *Leptidea reali* Reissinger, 1989 geprüft. Die Häufigkeitsverteilungen aller untersuchten Merkmale bei den Faltern unterscheiden sich signifikant. In einigen Fällen erlauben extreme Merkmalsausprägungen eine zweifelsfreie Bestimmung, während andere Eigenheiten nur gemeinsam mit weiteren Merkmalen zur Bestimmung herangezogen werden können. Über die Länge der Genitalarmaturen (Ductus bursae der ♀♀ beziehungsweise Aedoeagus der ♂♂) ist die Artdetermination am sichersten möglich. Allerdings überlappten bei männlichen Faltern, die im Labor aufgezogen worden waren (Subitanentwicklung, 25 °C, 18:6 h Lichtphase), die Aedoeaguslängen beider Arten erheblich. Damit erwies sich auch dieses vermeintlich sichere Identifikationsmerkmal als umweltbedingt plastisch. Keinerlei sichere Artunterscheidungsmerkmale konnten wir bei den Eiern, Raupen und Puppen auffinden. Mehrere Merkmale der Flügelfärbung wurden auf ihre Eignung zur Identifikation geprüft, wobei der ausgeprägte Saisonpolymorphismus beider *Leptidea*-Arten berücksichtigt werden mußte. Die Form des Apikalflecks der Vorderflügeloberseiten kann bei den ♂♂ zur Artbestimmung dienen, sofern die Flecken deutlich ausgeprägt sind (das heißt die dunkle Pigmentierung bis an den Flügelrand reicht). Dies ist in der Frühlingsgeneration eher der Fall als in der Sommergeneration. Ein konkaver Apikalfleck wurde nur bei ♂♂ von *L. reali* beobachtet, ein konvexer Apikalfleck nur bei ♂♂ von *L. sinapis*. Wenn um den Apikalfleck der ♂♂ die dunkle Beschuppung stark reduziert ist, der Fleck also weiß umrandet ist, gehört das Tier sicher zu *L. sinapis*. Dieses Merkmal tritt meist erst ab der zweiten Generation auf, und seine Ansprache ist problematisch. Vollständig weiße Hinterflügelunterseiten sind bei ♂♂ und ♀♀ gleichermaßen ein guter Hinweis auf Zugehörigkeit zu *L. sinapis*. Bei den ♀♀ deuten völlig fehlende Apikalflecke auf Zugehörigkeit zu *L. sinapis* hin. Für ♀♀ von *L. reali* gibt es kein sicheres externes Bestimmungsmerkmal. In beiden Geschlechtern ist *L. reali* im allgemeinen stärker dunkel pigmentiert als *L. sinapis*. Insgesamt konnten nur 32,3 % von 297 ♂♂ und 18,3 % von 251 ♀♀, deren Artzugehörigkeit genitalmorphologisch sicher zu beurteilen war, nach externen Merkmalen korrekt identifiziert werden.

Character differentiations between *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758) and *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (Lepidoptera, Pieridae) and their value for species identification

Summary: We critically re-examined several features of genitalia and wing morphology in the sibling species complex of wood-white butterflies, viz. *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758) and *Leptidea reali* Reissinger, 1989, with regard to their utility as diagnostic characters for species identification. In large samples, frequency distributions of all characters examined differed highly significantly between the two species. However, only few characters allowed for a precise identification, whereas most others were not useful at all or only helpful when expressed in the most extreme way. Length of the genitalia (ductus bursae in ♀♀, aedeagus in ♂♂) was the single most reliable character for identification. However, in ♂♂ reared in the laboratory (subitaneous development, 25 °C, 18:6 h L:D regime) there was considerable overlap between both species with regard to aedeagus length. Thus even this putatively secure diagnostic character is subject to environmentally induced phenotypic plasticity. This plasticity obscures previously reported diagnostic gaps in genitalia measurements. We did not recognize any reliable specific characters in the early stages (size and chorionic sculpturing of eggs, size and colour of larvae and pupae). We also examined characters of adult wing colouration and shape, with special emphasis on the seasonal polymorphism which prevails in the genus *Leptidea*. The shape of the dark apical spot on the dorsal forewing may be used to diagnose ♂♂, if these spots are well developed, i.e. if the dark pigmentation reaches the outer wing margin. This is more common in the spring generation than in all later generations. We observed a concave apical spot only in ♂ *L. reali*, whereas a convex apical spot occurred exclusively among ♂ *L. sinapis*. If, in ♂♂, the dark scaling around the apical spot is strongly reduced, i.e. if there is a white ring around this spot, the specimen unambiguously belongs to *L. sinapis*. This character usually occurs only in second or later generations and is somehow subjective in scoring. In both sexes, completely whitish ventral hind-wings are nearly diagnostic for *L. sinapis*. ♀ *L. sinapis* frequently lack the apical spots on the dorsal fore-wing, whereas this extreme reduction does not occur in *L. reali*. We failed to find any reliable external character to identify *L. reali* ♀♀. Both sexes of *L. reali* tends to have more melanic pigmentation than *L. sinapis*. Overall, using external morphological characters we could correctly identify only 32,3 % among 297 ♂♂ and 18,3 % among 251 ♀♀, whose species identity had been established with certainty based on genitalia morphology. Therefore, dissection and preservation of voucher specimens remains essential for future studies in this sibling species complex.

Keywords: Lepidoptera, Pieridae, *Leptidea sinapis, L. reali,* specific identification characters, wing pattern, genitalia morphology

Einleitung

Im Jahre 1988 entdeckte Réal bei genitalmorphologischen Untersuchungen an Senfweißlingen aus den östlichen Pyrenäen eine Zwillingsart zu *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758): die neue Art *L. lorkovicii* Réal, 1988, später aus nomenklatorischen Gründen umbenannt in *L. reali* Reissinger, 1989. Réal (1988) beschrieb, daß sich die ♀♀ beider Schwesterarten in der Länge ihres jeweiligen Ductus bursae unterscheiden. Genauere Angaben über die Verhältnisse bei den ♂♂ wurden erst fünf Jahre später durch Lorković (1993) veröffentlicht. Er zeigte, daß sich die ♀♀ in der Länge des Aedoeagus

und des Saccus unterscheiden. *L. reali* besitzt in beiden Geschlechtern die längeren Genitalarmaturen als *L. sinapis*.

Der zunächst rein morphologisch begründete Artstatus beider Formen wurde von den meisten Autoren umgehend anerkannt, und in der Folge häuften sich Nachweise von *L. reali* aus vielen Ländern Europas (Laštůvka et al. 1995, Neumayr & Segerer 1995, Embacher 1996, Göhl & Buchsbaum 1996, Rákosy 1996, Kristal & Nässig 1996, Mazel & Leestmans 1996, 1999, Karsholt 1999, Nash et al. 2001, Nelson et al. 2001). Freese & Fiedler (2002) bestätigten aufgrund umfangreicher Experimente, daß *L. sinapis* und *L. reali* auch im Sinne des Biospezieskonzeptes als reproduktiv isolierte, distinkte Arten (mit geringer ökologischer Divergenz: Beneš et al. 2003) zu betrachten sind. Auch aktuelle genetische Analysen bestätigen den Artstatus (Martin et al. 2003).

Die Unterscheidung der beiden Arten erfolgte bisher ausschließlich über die Genitalmaße. Allerdings finden sich in der Literatur auch Angaben, wonach es weitere, unterschiedlich ausgeprägte morphologische Merkmale geben soll. Nach Lorković (1993) soll die Färbung der Puppen von *L. reali* geringfügig mehr gelblichgrün sein, und die rötliche Zeichnung des Abdomens und der Flügelscheiden soll im Vergleich zu *L. sinapis* leicht reduziert sein. Gemäß Réal (1988), Lorković (1993) und Kristal & Nässig (1996) unterscheiden sich beide Arten in der Form beziehungsweise Färbung der Flügel. So soll sich bei *L. reali* der Apikalfleck am Costalrand weiter zur Basis hinziehen und an der Innenseite im Gegensatz zu *L. sinapis* konkav sein. Die Hinterflügelunterseite soll bei *L. reali* dunkler als bei *L. sinapis* sein, die Flügelform gedrungener und breiter wirken. Réal (1988) und Lorković (1993) beschreiben auch eine unterschiedlich stark ausgeprägte Sklerotisierung des Ductus bursae. Des weiteren weisen Kristal & Nässig (1996) auf eine unterschiedliche Form der Ventralplatten (= Sternit des 8. Abdominalsegments) hin.

Obwohl gerade für Freilanderfassungen bedeutsam, ist bisher noch unbekannt, inwieweit die genannten Merkmale zu einer eindeutigen Identifizierung herangezogen werden können. Ziel dieser Arbeit ist zu klären, ob die in der Literatur vorgefundenen Angaben an einem größeren Stichprobenmaterial verifizierbar sind, beziehungsweise wie gut sich die Merkmale zur Artdetermination eignen. Dabei wurden auch im Labor unter kontrollierten Bedingungen aufgezogene Tiere untersucht, um mögliche umweltbedingte Plastizität in den Merkmalsausprägungen sicher erkennen zu können. Ferner wurde bei den Präimaginalstadien nach potentiellen Unterscheidungsmerkmalen gesucht.

Material und Methoden

Fang und Zucht der Tiere

Während der Flugzeiten der ersten und zweiten Generation wurden in Nordbayern (Bayreuther Umland, Fränkische Schweiz, Würzburger Umgebung) Falter von *Leptidea sinapis* und *L. reali* lebend eingefangen und zur Eiablage gebracht. Zur Eiablage wurden den Tieren in Gläsern (Volumen 2 l, mit angefeuchtetem Zellstoff ausgelegt) täglich frische Sträuße aus *Lotus corniculatus*, *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis* und *Medicago sativa* (alles Fabaceae) angeboten (vergleiche Freese & Fiedler 2002). Die Haltung der Falter und die Aufzucht der Raupen erfolgte in einer Klimakammer bei konstant 25 °C und einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 h L:D (Langtag).

Die Raupen wurden — strikt getrennt nach den Muttertieren — in geschlossenen, durchsichtigen Plastikgefäßen aufgezogen. Als Futterpflanzen dienten die gleichen Pflanzenarten wie für die Eiablage. Die Tiere bekamen stets Futter im Überfluß angeboten, das jeden zweiten Tag gewechselt wurde. Übermäßiges Welken der Schnittpflanzen wurde durch eine Lage feuchten Zellstoffes am Boden des Gefäßes verhindert.

Die frisch geschlüpften Falter wurden individuell markiert und für Zuchten und Verpaarungsexperimente verwendet (vergleiche Freese & Fiedler 2002). Die Verpaarung der Tiere erfolgte in einem Flugkäfig (Größe 2,4 m × 1,2 m × 1,2 m) bei 30 °C und 60% relativer Luftfeuchte unter starken, UV-haltigen Lampen. Den Faltern standen hier Zuckerwasser und Nektarpflanzen zur Verfügung. Für die morphologischen Analysen standen somit verschiedene Faltergenerationen zur Verfügung: Freilandfänge der ersten (= Frühlings-)Generation (Tiere nach Puppendiapause), deren Nachkommen (F_1-Generation, subitan entwickelt, im Labor aufgezogen, entspricht der Sommergeneration), Freilandfänge der Sommergeneration sowie Nachzuchten der F_2-Generation (ebenfalls im Labor subitan entwickelt, entspricht der partiellen Spätsommer-/Herbstgeneration, die in Süddeutschland regelmäßig auch im Freiland auftritt: Ebert & Rennwald 1991).

Vermessung und Aufnahme der Merkmale

Ein Teil der Eier wurde mittels Meßokular unter einem Stereomikroskop bei 25facher Vergrößerung vermessen. Des weiteren wurden von einigen Eiern rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen erstellt. Während des Wachstums der Raupen wurde die Kopfkapselbreite der einzelnen Larvenstadien an den lebenden Raupen unter dem Stereomikroskop mit Meßokular bei 12facher Vergrößerung auf 0,1 mm genau vermessen.

Zur Vermessung der Genitalien wurde den toten Faltern das Abdomen abgeschnitten. Nach 30minütiger Mazeration in 10%iger KOH-Lösung bei 70 °C (Koch 1991) wurden die Genitalmaße unter einem Stereomikroskop bei 50facher Vergrößerung mittels Meßokular auf 0,02 mm genau bestimmt. Bei den ♀♀ wurde die Gesamtlänge des sklerotisierten Ductus bursae vermessen, bei den ♂♂ sowohl der Saccus als auch der Aedoeagus (Abb. 1). Die Sacculänge ergibt sich aus dem Abstand von der Saccusspitze bis zum Scheitelpunkt der Krümmung an der Außenseite des Vinculums. Der Aedoeagus wurde

über seinen gesamten sklerotisierten Bereich gemessen, wobei die stets vorhandene Krümmung nicht mit berücksichtigt wurde. Lorković (1993) machte keine Angaben darüber, wie er bei seinen Messungen die Biegung des Aedoeagus handhabte.

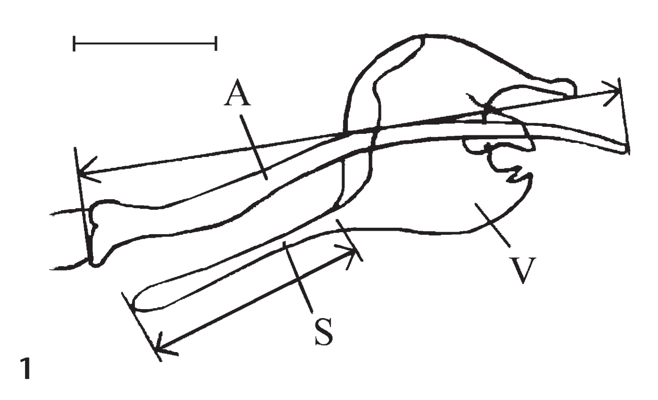


Abb. 1: Schematische Darstellung (Lateralansicht) des Genitalapparats eines ♂ der Gattung *Leptidea*. Die Pfeile geben die gemessenen Längen an. A: Aedoeagus; S: Saccus; V: Vinculum. — Maßstab: 0,5 mm.

Bei den ♂♂ wurde weiterhin die Form der Ventralplatte (Sternit des achten Abdominalsegmentes) eines jeden Tieres gezeichnet und in Anlehnung an Kristal & Nässig (1996: 354) in vier Typen eingeteilt (Abb. 2). Ventralplatten des Typs 1 besitzen einen großen Oberbau und keine seitlichen Fortsätze. Maximal kann sich eine kleine Spitze an der Seite befinden. Einen großen Oberbau und kurze seitliche Fortsätze zeichnen Ventralplatten des Typs 2 aus. Typ 3 und Typ 4 haben beide lange seitliche Fortsätze, wobei dem Typ 4 der Oberbau völlig fehlt.

Die Determination der Freilandtiere erfolgte nach Réal (1988), wobei Tiere mit längeren Genitalmaßen in der auftretenden bimodalen Häufigkeitsverteilung der Art *L. reali* zugeordnet wurden. Bei den Zuchttieren erfolgte die Artansprache über das Muttertier, das stets zweifelsfrei zugeordnet werden konnte.

Für die Auswertung der Flügelmerkmale wurden nur Tiere aus Freiland und Zucht bis zur dritten Generation herangezogen (Stichprobenumfänge siehe Tab. 1). Quantitative Auswertungen erfolgten mit üblichen varianzanalytischen Verfahren (StatSoft 2003).

Tabelle 1: Stichprobenumfänge der Falter beider *Leptidea*-Arten für die Auswertung der Flügelcharakteristika.

	L. reali		*L. sinapis*	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1. Generation, Freiland	24	6	9	7
2. Generation, Freiland	40	25	14	10
2. Generation, Zucht	18	23	28	29
3. Generation, Zucht	126	106	41	45

Ergebnisse

Größe beziehungsweise Färbung der Präimaginalstadien

Die Eier beider Arten sind gelblichweiß und vom aufrechten Typ. Die Oberflächenstruktur ist durch Längs- und Querrippen gekennzeichnet. Bei beiden Arten waren die Eier ca. 1,5 mm × 0,5 mm groß (Tab. 2). Anhand der Struktur der Mikropyle sowie über die Zahl der Längs- und Querrippen konnte in rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen kein Unterschied zwischen den Arten gefunden werden.

Tabelle 2: Mittelwerte ± Standardabweichungen der Eigrößen und Kopfkapselbreiten beider Arten. Alle Längenangaben in mm.

Merkmal	*L. reali*	N	*L. sinapis*	N
Ei-Länge	1,46 ± 0,05	56	1,47 ± 0,07	80
Ei-Breite	0,48 ± 0,03	56	0,48 ± 0,02	80
Kopfkapselbreite L_1	0,81 ± 0,04	69	0,78 ± 0,04	101
Kopfkapselbreite L_2	1,29 ± 0,07	65	1,28 ± 0,07	87
Kopfkapselbreite L_3	2,00 ± 0,17	58	2,02 ± 0,10	82
Kopfkapselbreite L_4	3,25 ± 0,16	62	3,22 ± 0,16	81

Die Raupen beider Arten ließen sich äußerlich nicht unterscheiden. Sie waren grün gefärbt, hatten eine dunkelgrüne Rückenlinie und gelbe, dunkel eingefaßte Stig-

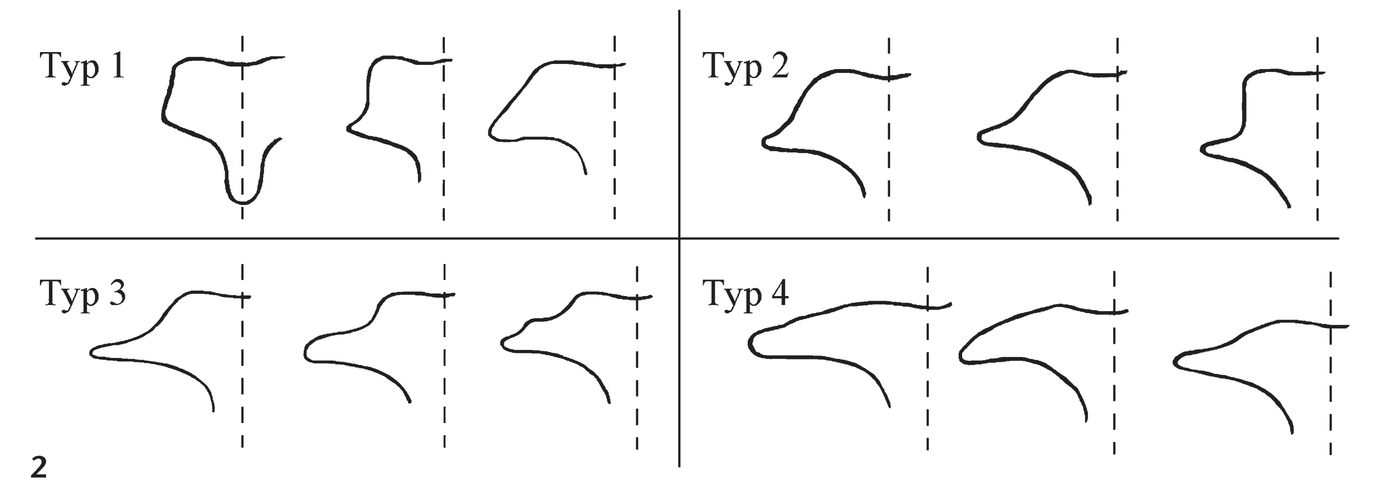


Abb. 2: Formen der Ventralplatten der Typen eins (links oben) bis vier (rechts unten). Gezeichnet wurde jeweils nur der relevante Teil der symmetrisch aufgebauten Ventralplatten. Die gestrichelte Linie entspricht der medianen Symmetrieachse.

matallinien. Auch in der Größe, gemessen anhand der Kopfkapselbreite, unterschieden sich die Arten nicht voneinander (Tab. 2). Unter den gewählten Zuchtbedingungen durchliefen die Raupen beider Arten stets vier Stadien. Form und Färbung der Präpuppen war bei beiden Arten ohne erkennbare Unterschiede.

Bei den Puppen konnte ebenfalls kein Unterschied zwischen den Arten festgestellt werden. Frisch gehäutete Gürtelpuppen waren vollständig grün. Nach einigen Tagen war eine rote Färbung an der Seite zu erkennen, die individuell unterschiedlich stark ausgeprägt war. Des weiteren variierten die Puppen leicht in ihrer Grünfärbung: einige waren eher gelbgrün, andere dunkler grün. Es konnte jedoch — entgegen der Beschreibung von Lorković (1993) — keine bestimmte Farbschattierung einer der beiden Arten zugeordnet werden.

Somit lassen sich *L. reali* und *L. sinapis* nicht über die Präimaginalstadien unterscheiden.

Genitalmaße der ♀♀

Anhand der Längen des jeweiligen Ductus bursae (Tab. 3) konnte man die weiblichen Falter eindeutig *L. sinapis* oder *L. reali* zuordnen. Die Häufigkeitsverteilung der Ductuslängen war bimodal. Es bestand — auch bei getrennter Betrachtung von Zucht- und Freilandtieren — eine deutliche Lücke zwischen den kleineren Ductuslängen von *L. reali* und den größeren von *L. sinapis*. Beide Arten unterscheiden sich bezüglich dieses Parameters signifikant voneinander (Tab. 4).

Tabelle 3: Mittelwerte (MW), Minima, Maxima und Standardabweichungen (SD) der Ductus-bursae-Längen für ♀♀ beider Arten aus dem Freiland und aus der Zucht. CV [%] = relativer Variationskoeffizient (= 100 * SD/(MW * √N), ein Maß für die „Breite" der Verteilung).

	Ductuslänge [mm]			
	Freiland		Zucht	
Art	*L. sinapis*	*L. reali*	*L. sinapis*	*L. reali*
Minimum	0,58	0,83	0,54	0,78
MW	0,63	0,93	0,62	0,89
Maximum	0,70	1,12	0,68	1,06
SD	0,039	0,064	0,030	0,047
N	18	31	95	278
CV [%]	14,66	12,43	4,96	3,15

Daneben beobachteten wir einen signifikanten Unterschied zwischen den Genitalmaßen von Freiland- und Zuchttieren (Tab. 4). Zuchtfalter hatten im Mittel einen etwas kürzeren Ductus bursae als Freilandtiere (Tab. 3). Bei beiden Arten erfolgte die Veränderung der Genitalmaße durch die Zucht in ähnlichem Ausmaß (keine signifikante Interaktion Art × Herkunft; vergleiche Tab. 5). Da Zuchttiere generell kleiner waren, das heißt geringere Vorderflügellängen aufwiesen als Freilandtiere (Tab. 7), wurde die Körpergröße in der statistischen Auswertung als Kovariable berücksichtigt. Dadurch läßt sich zeigen, daß die Einflüsse der Zuchtbedingungen auf die Genitallänge keine reinen Effekte der Körpergröße waren: auch nach Ausschalten des Faktors Körpergröße blieb der zuchtbedingte Unterschied in den Ductuslängen signifikant. Die relative Variabilität der Ductuslängen (ausgedrückt als Variationskoeffizient) war bei Freilandfaltern drei- bis viermal größer als bei Zuchtfaltern und bei ♀♀ von *L. sinapis* geringfügig größer als bei denen von *L. reali* (Tab. 3).

Eine Unterscheidung der beiden Arten anhand der Stärke der Sklerotisierung des Ductus bursae, wie dies von Lorković (1993) angedeutet wurde, war nicht möglich. Bei beiden Arten gab es nur in wenigen Fällen ♀♀ mit schwächer sklerotisierten Genitalstrukturen (< 1 % aller Tiere).

Genitalmaße der ♂♂

Auch bei den ♂♂ ließen sich beide Arten — wie erwartet — sowohl über die Aedoeagus- als auch über die Saccuslänge statistisch signifikant voneinander trennen (Tab. 6). Für beide Maße ergaben sich bimodale Häufigkeitsverteilungen, was für Freiland- und Zuchttiere gleichermaßen galt (Tab. 5).

Um den Einfluß der zuchtbedingt unterschiedlichen Körpergröße zu berücksichtigen (Tab. 7), wurde bei den folgenden statistischen Analysen die Vorderflügellänge als Kovariable aufgenommen. Freilandfalter beider Arten ließen sich in unserer Stichprobe über die Aedoeaguslänge zweifelsfrei zuordnen (bei *L. sinapis* stets kürzer als bei *L. reali*). In der Häufigkeitsverteilung der Aedoeagus-Werte dieser Tiere (Abb. 3) lag der „Einbruch" in dem Bereich, der auch in der Literatur zur Abgrenzung beider Arten angegeben wird (Lorković 1993): Tiere mit Aedoeaguslängen kleiner als 1,75 mm

Tabelle 4: Ergebnisse einer zweifaktoriellen Varianzanalyse (ANCOVA) bezüglich der Ductus-bursae-Längen für ♀♀ beider *Leptidea*-Arten aus dem Freiland und aus der Zucht (Herkunft) mit Vorderflügellänge als Kovariable. FG = Freiheitsgrade, MQ = mittlere Quadratsummen, *F* = Wert der *F*-Statistik, *P* = Irrtumswahrscheinlichkeit bei Ablehnung der Nullhypothese. Signifikante Befunde (*P* < 0,05) **fett** gedruckt.

	FG Effekt	MQ Effekt	FG Fehler	MQ Fehler	*F*	*P*
Vorderflügellänge	1	0,0018	351	0,0019	0,95	0,331
Art	1	5,3486	351	0,0019	**2772,7**	**<0,0001**
Herkunft	1	0,0098	351	0,0019	**5,06**	**0,025**
Art × Herkunft	1	0,0052	351	0,0019	2,69	0,102

Tabelle 5: Aedoeagus- und Sacculängen und Quotient aus beiden Werten von Tieren beider *Leptidea*-Arten aus dem Freiland und der Zucht (MW = Mittelwert, SD = Standardabweichung, CV [%] = relativer Variationskoeffizient). Unterschiedliche Stichprobenumfänge bei Aedoeagus- beziehungsweise Sacculängen kamen vor, wenn bei einem Tier nicht beide Längen vermessen werden konnten.

	Aedoeaguslänge [mm]			
	Freiland		**Zucht**	
Art	***L. sinapis***	***L. reali***	***L. sinapis***	***L. reali***
Minimum	1,44	1,80	1,42	1,54
MW	1,61	1,96	1,56	1,86
Maximum	1,74	2,18	1,84	2,06
SD	0,074	0,087	0,061	0,071
N	24	68	81	269
CV [%]	9,41	5,36	4,34	2,32

	Sacculänge [mm]			
	Freiland		**Zucht**	
Art	***L. sinapis***	***L. reali***	***L. sinapis***	***L. reali***
Minimum	0,56	0,70	0,54	0,56
MW	0,65	0,87	0,61	0,79
Maximum	0,74	1,02	0,76	0,96
SD	0,052	0,068	0,040	0,060
N	25	68	81	272
CV [%]	16,15	9,47	7,23	4,60

	Quotient Aedoeagus/Saccus			
	Freiland		**Zucht**	
Art	***L. sinapis***	***L. reali***	***L. sinapis***	***L. reali***
Minimum	2,212	1,918	2,222	2,000
MW	2,484	2,271	2,556	2,369
Maximum	2,821	2,917	2,963	3,036
SD	0,160	0,168	0,145	0,144
N	24	68	81	269
CV [%]	13,19	8,96	6,29	3,72

Tabelle 7: Ergebnisse der zweifaktoriellen ANOVAs bezüglich der Vorderflügellängen für ♀♀ und ♂♂ beider *Leptidea*-Arten aus dem Freiland und aus der Zucht (Herkunft) FG = Freiheitsgrade, MQ = mittlere Quadratsummen, *F* = Wert der *F*-Statistik, *P* = Irrtumswahrscheinlichkeit bei Ablehnung der Nullhypothese. Restvarianz bezeichnet den Anteil an der Varianz der Daten, der nicht den beiden kategorialen Variablen (hier: Art und Herkunft) zugeordnet werden kann. Signifikante Befunde ($P < 0,05$) **fett** gedruckt.

♀♀	**FG**	**MQ**	***F***	***P***
Art	1	1,10	1,66	0,199
Herkunft	1	45,93	**69,1**	**<0,0001**
Art × Herkunft	1	0,01	0,01	0,918
Restvarianz	353	0,67		
♂♂	**FG**	**MQ**	***F***	***P***
Art	1	0,71	1,4	0,230
Herkunft	1	65,75	**133,5**	**<0,0001**
Art × Herkunft	1	0,22	0,5	0,502
Restvarianz	410	0,49		

wurden zu *L. sinapis* gerechnet, oberhalb 1,79 mm zu *L. reali*. Hingegen gab es bezüglich der Saccuslänge trotz des hochsignifikanten Unterschieds einen deutlichen Überlappungsbereich zwischen beiden Arten (Sacculängen von 0,70 mm bis 0,74 mm; Abb. 3).

Bei Betrachtung der Zuchttiere, deren artliche Zugehörigkeit in jedem einzelnen Falle über Genitaluntersuchung des zugehörigen Muttertiers zweifelsfrei bestätigt wurde, ergab sich hingegen ein komplexeres Bild. Wie schon im weiblichen Geschlecht waren auch die Genitalmaße der männlichen Zuchttiere signifikant kleiner als die der Freilandfalter (Tab. 6), wobei die relative Variabilität wiederum unter Zuchtbedingungen deutlich geringer war (nur etwa halb so groß). Auch die Richtung und statistische Signifikanz der Artunterschiede bezüglich Aedoeagus- und Saccuslänge blieben unter Zuchtbedingungen erhalten, wobei *L. reali* die größeren Genital-

Tabelle 6: Ergebnisse mehrerer zweifaktorieller ANCOVAs bezüglich der Aedoeagus- und Sacculängen sowie des Quotienten aus beiden Werten für ♂♂ beider *Leptidea*-Arten aus dem Freiland und aus der Zucht (Herkunft), mit der Vorderflügellänge als Kovariable. Signifikante Befunde ($P < 0,05$) **fett** gedruckt.

Aedoeagus	**FG Effekt**	**MQ Effekt**	**FG Fehler**	**MQ Fehler**	***F***	***P***
Vorderflügellänge	1	0,4203	406	0,0049	**85,4**	**<0,0001**
Art	1	7,2953	406	0,0049	**1482,9**	**<0,0001**
Herkunft	1	0,1933	406	0,0049	**39,3**	**<0,0001**
Art × Herkunft	1	0,0528	406	0,0049	**10,7**	**0,001**
Saccus	**FG Effekt**	**MQ Effekt**	**FG Fehler**	**MQ Fehler**	***F***	***P***
Vorderflügellänge	1	0,2347	409	0,0032	**72,5**	**<0,0001**
Art	1	2,6399	409	0,0032	**816,0**	**<0,0001**
Herkunft	1	0,1157	409	0,0032	**35,8**	**<0,0001**
Art × Herkunft	1	0,0266	409	0,0032	**8,2**	**0,004**
Aedoeagus/Saccus	**FG Effekt**	**MQ Effekt**	**FG Fehler**	**MQ Fehler**	***F***	***P***
Vorderflügellänge	1	0,4921	406	0,0224	**21,9**	**<0,0001**
Art	1	2,7209	406	0,0224	**121,3**	**<0,0001**
Herkunft	1	0,2194	406	0,0224	**9,78**	**0,002**
Art × Herkunft	1	0,0003	406	0,0224	0,01	0,909

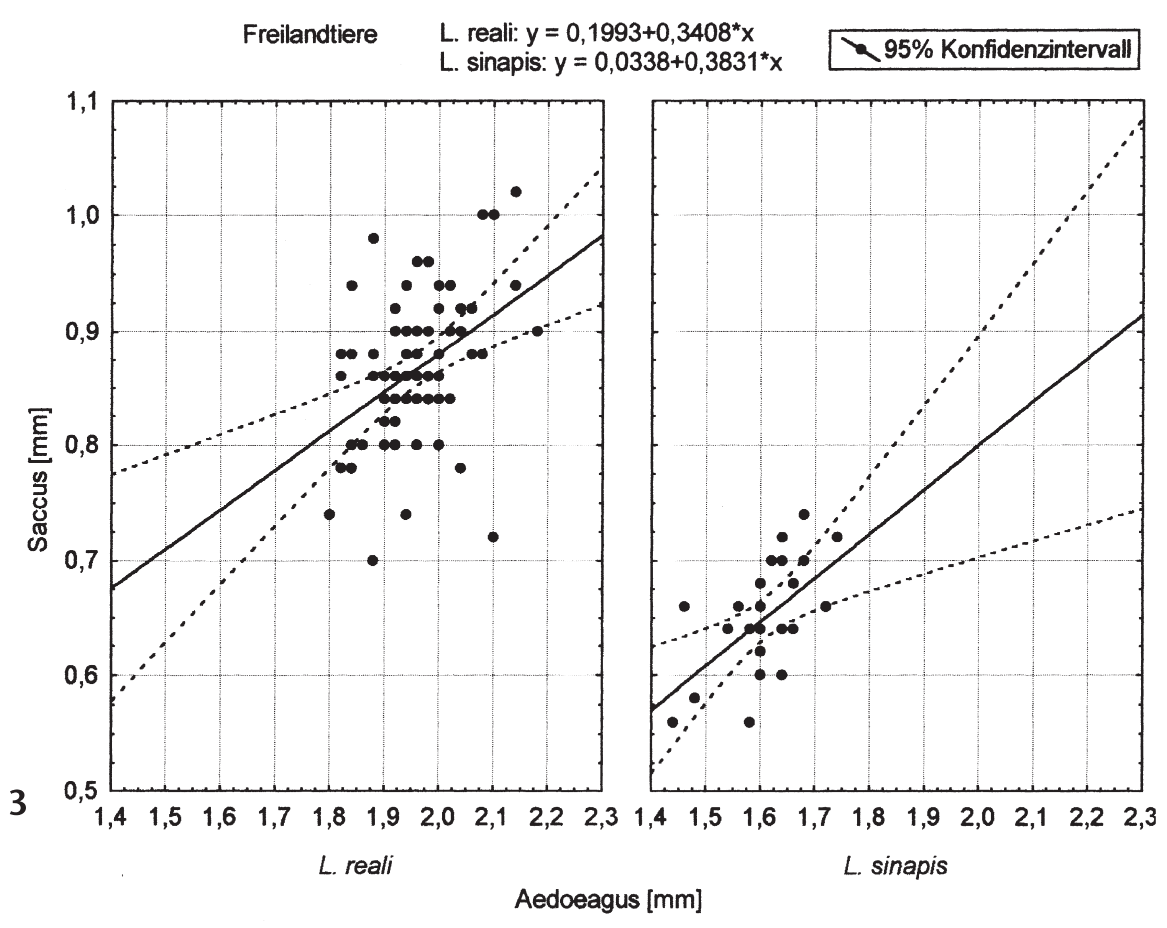


Abb. 3: Auftragung der Aedoeagus- gegen die Sacculängen der im Freiland gefangenen männlichen *Leptidea*-Falter. Die Artbestimmung erfolgte über die Aedoeaguslänge.

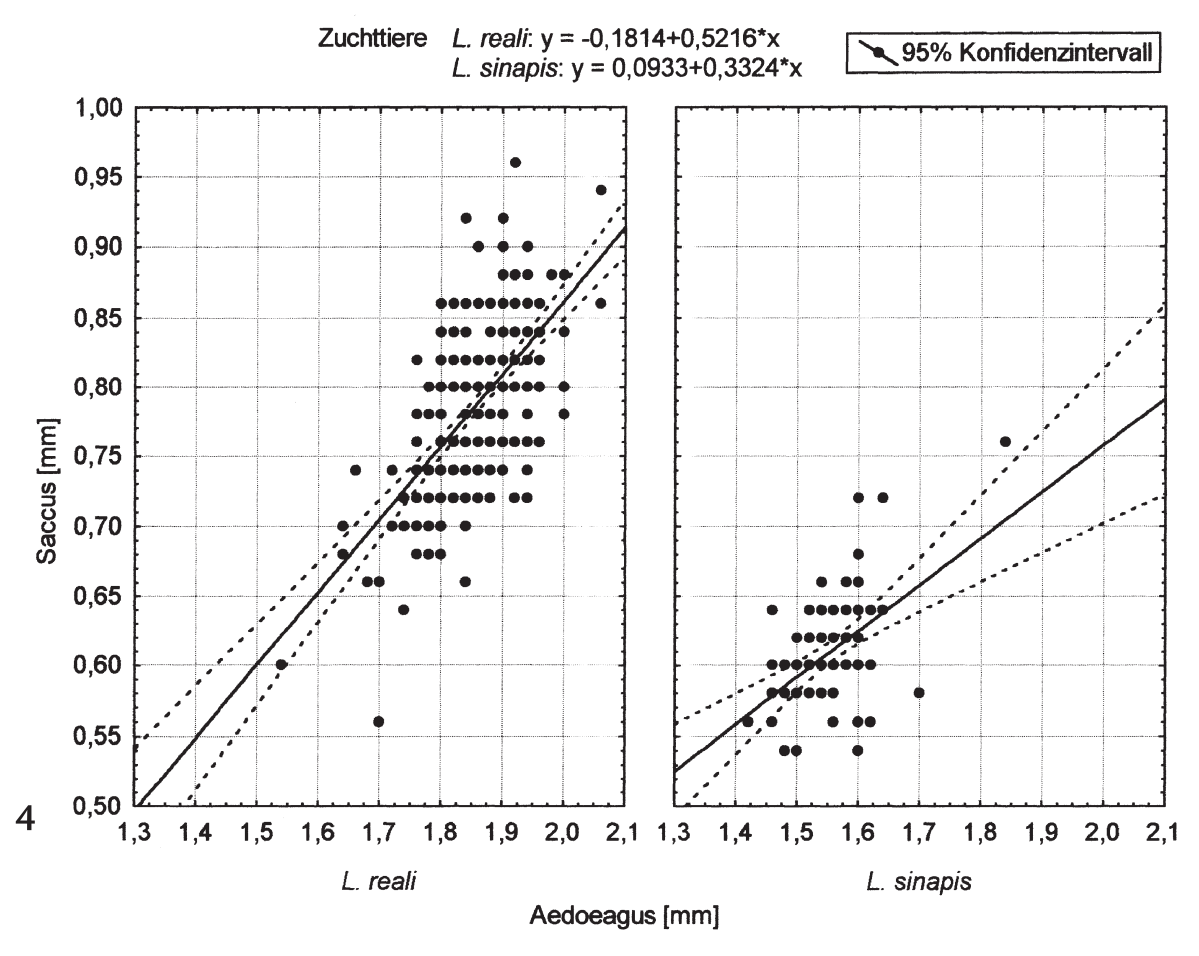


Abb. 4: Auftragung der Aedoeagus- gegen die Sacculängen der im Labor aufgezogenen männlichen *Leptidea*-Falter. Die Artbestimmung erfolgte über das Muttertier.

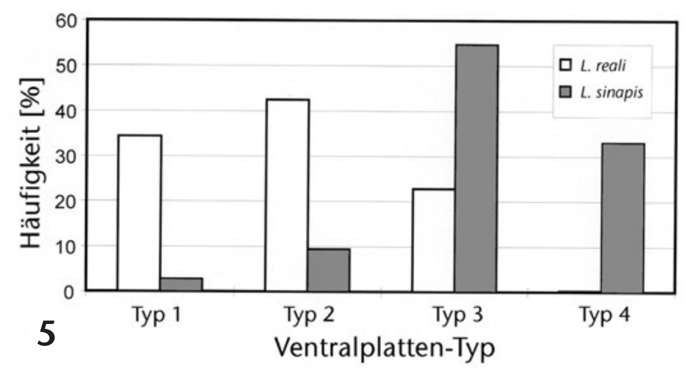


Abb. 5: Prozentuale Häufigkeit der Ventralplatten-Typen (vergleiche Abb. 2) bei *L. reali* (N = 337) und *L. sinapis* (N = 106). Berücksichtigt wurden hier Zuchttiere und Freilandfalter.

maße aufwies. Aber die Überlappung zwischen beiden Arten war nun bei beiden Genitalmerkmalen sehr ausgeprägt und ließ eine eindeutige Identifikation in einem Übergangsbereich nicht mehr zu (Tab. 5 und Abb. 4).

Die Genitalstrukturen der ♂♂ änderten sich im Vergleich der Arten untereinander unter Zuchtbedingungen (Subitanentwicklung bei Langtag und konstant hoher Temperatur) nicht gleichermaßen. Die Verkürzung der Genitalstrukturen fiel bei *L. reali* hochsignifikant stärker aus als bei *L. sinapis* (Interaktion Art × Herkunft, Tab. 6).

Der Quotient aus Aedoeagus- durch Sacculuslänge beschreibt die Proportionen des männlichen Genitalapparates. Im Mittel erreichte *L. sinapis* signifikant größere Werte als *L. reali* (Tab. 5). Wiederum ließen sich die Freiland- und Zuchttiere hochsignifikant voneinander trennen, während keine Interaktion Art × Herkunft auftrat. Die Streuungsbereiche beider Arten in beiden Gruppen (Freiland beziehungsweise Zucht) überschnitten sich bezüglich des Quotienten aber deutlich (Tab. 5), so daß sich kein Grenzwert angeben läßt, ab dem die zweifelsfreie Zuordnung zu der einen oder anderen Art erfolgen könnte.

6

7

8

Abb. 6: Unterschiedliche Ausprägungen der Form des Apikalflecks bei ♂♂. Diagnostische Merkmale sind: links: Konkaver Apikalfleck mit an der Costa zur Basis vorgezogener schwarzer Färbung bei *Leptidea reali* Reissinger, 1989; Mitte: Konvexer Apikalfleck mit einem weißen Keil am Costalrand bei *L. sinapis* (Linnaeus, 1758); rechts: Apikalfleck mit einem weißen Rand bei *L. sinapis*, der noch stärker ausgeprägt sein kann. — Maßstab: 1 cm.

Abb. 7: Ausprägungen des Apikalflecks bei den ♀♀: Links: großer Apikalfleck; Mitte: reduzierter Apikalfleck. Ein völliges Fehlen des Apikalflecks (rechts) ist ein diagnostisches Merkmal für *L. sinapis* (Linnaeus, 1758). — Maßstab: 1 cm.

Abb. 8: Unterschiedliche Färbungen der Hinterflügelunterseiten von sehr dunkel pigmentiert mit grünem Farbeinschlag (ganz links) bis zu völlig fehlender dunkler Pigmentierung (ganz rechts). Weiße Hinterflügelunterseiten weisen mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit auf die Art *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758) hin. — Maßstab: 1 cm.

Ventralplatten der ♂♂

Ein Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden Arten soll für die ♂♂ die Form der Ventralplatten sein (Kristal & Nässig 1996). Die Häufigkeiten der einzelnen Ventralplattentypen unterschieden sich zwischen beiden Arten hochsignifikant (Abb. 5; Mehrfeldertest: ($\chi^2_{3\ df}$ = 124,1; $P < 0{,}0001$). *L. reali* besaß vorwiegend Ventralplatten der Typen 1 und 2, *L. sinapis* dagegen vorwiegend Ventralplatten der Typen 3 und 4. Allerdings kann die Form der Ventralplatten nicht als eindeutiges Bestimmungsmerkmal herangezogen werden, da bei beiden Arten alle vier Typen nachgewiesen werden konnten. Typ 3, der bei *L. sinapis* am häufigsten war, kam bei *L. reali* immerhin noch bei fast jedem vierten Tier vor. Die mit größter Wahrscheinlichkeit richtige, aber keineswegs eindeutige Artbestimmung ist somit über die beiden extremen Ventralplattentypen 1 und 4 möglich.

Diskriminanzanalyse bezüglich der männlichen Genitalmorphologie inklusive Ventralplatten

Eine schrittweise Diskriminanzanalyse für beide Individuengruppen (Freiland und Zucht) ergab, daß allein mit der Aedoeaguslänge bereits eine hohe Trennungsgüte des Modells erreicht wird. Die zusätzliche Aufnahme der Sacculängen und der Ventralplattentypen verbesserte die Trennungsgüte der Modelle für Freiland- und Zuchttiere nur noch geringfügig (Tab. 8).

Tabelle 8: Ergebnisse schrittweiser Diskriminanzanalysen für ♂♂ der *Leptidea*-Arten. Berücksichtigt wurden Tiere aus der Zucht beziehungsweise aus dem Freiland. Die Variablen werden entsprechend ihrem Trennvermögen schrittweise in das Modell aufgenommen (angegeben über den *F*-Wert; minimaler *F*-Wert zur Aufnahme ins Modell: 1,0). Die Trennungsgüte des Modells wird über Wilks λ beurteilt (0 = perfekte Trennung; 1 = keine Trennung der Gruppen). Es wird für jeden Schritt der Gesamtwert von Wilks λ aufgelistet. Signifikante Befunde ($P < 0{,}05$) **fett** gedruckt.

Freiland (N = 90)	**Schritt**	***F***	**FG 1**	**FG 2**	***P***	**Wilks λ**
Aedoeagus	1	322,9	1	88	**<0,0001**	0,214
Saccus	2	12,67	1	87	**0,001**	0,187
Ventralplatte	3	8,71	1	86	**0,004**	0,170
Zucht (N = 222)	**Schritt**	***F***	**FG 1**	**FG 2**	***P***	**Wilks λ**
Aedoeagus	1	1188,2	1	220	**<0,0001**	0,156
Ventralplatte	2	20,22	1	219	**<0,0001**	0,143
Saccus	3	14,34	1	218	**0,0002**	0,134

Geht man bei Bestimmung der Zuchttiere von der Länge der Aedoeagi als bestem Determinationskriterium aus, so wäre in 5 von 350 Fällen (1,43 %) die Zuordnung zu einer der beiden Arten anders als bei der Bestimmung über das Muttertier erfolgt (Zuordnung zu *L. sinapis* bis 1,62 mm und zu *L. reali* ab 1,64 mm). In zwei dieser fünf Fälle, bei denen Zuchttiere für ihre Art zu lange beziehungsweise zu kurze Aedoeagi aufwiesen, gaben sowohl die Sacculängen als auch die Form der Ventralplatte einen Hinweis darauf, daß es sich um eine zweifelhafte Artzuordnung handeln könnte. Bei einem weiteren Tier entsprach zumindest der Ventralplattentyp dem der über das Muttertier bestimmten Art, und nur in einem einzigen Fall ließen weder die Sacculänge noch der Ventralplattentyp einen Schluß auf eine „Fehlbestimmung“ zu. (Beim fünften Fall, bei dem das Tier ebenfalls nicht über die Sacculänge der Art des Muttertieres zugeordnet werden konnte, ist leider die Ventralplattenform unbekannt.)

Merkmale der Flügelmorphologie: Flügelform

Eine weitere Unterscheidungsmöglichkeit beider Arten soll nach Réal (1988) und Lorković (1993) über die Form der Vorderflügel gegeben sein. So soll der Vorderflügel bei *L. reali* langgestreckter und schmäler wirken.

Dieser Unterschied in der Form der Flügel war jedoch nur im Vergleich großer Serien zu erkennen. Da die Unterschiede relativ schwach ausfielen, war es nicht möglich, klare Kategorien aufzustellen, die ausreichend objektiv zu beurteilen gewesen wären. Auch waren Tiere mit langgestreckten Vorderflügeln nicht unbedingt der Art *L. reali* zuzuordnen, denn die Flügel einiger Individuen der Art *L. sinapis* wirkten ebenso lang und schmal.

Merkmale der Flügelzeichnung: Ausprägung des Apikalflecks bei den ♂♂

Eines der deutlicheren Merkmale zur Trennung beider Arten war bei den ♂♂ die Ausprägung des Apikalflecks auf der Oberseite der Vorderflügel (Abb. 6). Bei manchen ♂♂ von *L. reali* war der Apikalfleck am Costalrand in Richtung Flügelbasis vorgezogen. Dadurch wirkte der Innenrand des Apikalflecks konkav. Im Gegensatz dazu war der Flügelfleck bei machen ♂♂ von *L. sinapis* am Costalrand zurückgebogen, wodurch der Innenrand des Flecks eher konvex aussah. Diese beiden extremen Merkmalsausprägungen erlaubten jeweils eine sichere Artbestimmung (abgesichert über Genitaluntersuchung).

Allerdings ließ sich dieses Merkmal nur dann identifizieren, wenn die Flecke deutlich ausgeprägt waren. Gerade wenn der Apikalfleck in der zweiten und dritten Generation am Flügelrand in seiner Farbintensität reduziert war, das heißt wenn der Fleck am Rand blasser wurde (wenngleich der Fleck insgesamt schwärzer als in der ersten Generation wirkt), war es meist unmöglich, die Tiere anhand dieses Merkmals zu unterscheiden.

Von 206 untersuchten *reali*- beziehungsweise 92 *sinapis*-♂♂ konnten 24,8 % aufgrund eines konkaven Flügelflecks eindeutig *L. reali* und 19,6 % aufgrund eines konvexen Apikalflecks eindeutig *L. sinapis* zugeordnet werden. Über alle Generationen zusammengefaßt war die Häufigkeitsverteilung der Apikalfleckformen (konvex – gerade – konkav) zwischen beiden Arten hochsignifikant unterschiedlich ($\chi^2_{2\ df}$ = 63,3; $P < 0{,}0001$).

Bei den ♂♂ war vorwiegend ab der zweiten Generation und in wenigen Fällen in der ersten Generation der Apikalfleck nicht durchgehend schwarz gefärbt, sondern die Färbung wurde am Flügelrand grauer. Bei keinem ♂

von *L. reali*, sondern ausschließlich bei *L. sinapis* konnte ein relativ deutlicher weißer Rand um den Flügelfleck gefunden werden (Abb. 6, rechts). Zu berücksichtigen ist jedoch, daß die Abgrenzung von „grauer Rand" zu „weißer Rand" (= nur sehr geringe Melaninpigmentierung) subjektiv ist. 29,3 % aller Tiere der Art *L. sinapis* (N = 92) beziehungsweise 32,5 % aller *sinapis*-Tiere der zweiten und dritten Generationen (N = 83) besaßen solch einen stark reduzierten Apikalfleck mit weißem Rand. Auch bezüglich dieses Merkmales (Fleck bis zum Flügelrand — Fleck am Flügelrand reduziert — weißer Rand um Fleck) wiesen beide Arten hochsignifikant unterschiedliche Häufigkeitsverteilungen auf (über alle Generationen: $\chi^2_{2\,df} = 72{,}7$; $P < 0{,}0001$).

Merkmale der Flügelzeichnung: Ausprägung des Apikalflecks bei den ♀♀

Bei den ♀♀ war der Apikalfleck generell nicht so stark ausgeprägt wie bei den ♂♂. Zumindest an den Flügelspitzen löste sich der Fleck in dunkle Streifen auf (Abb. 7). In der ersten Generation war der Apikalfleck der ♀♀ bei beiden Arten groß und gut ausgeprägt (Abb. 7, links). In den folgenden Generationen war er bei ♀♀ von *L. reali* in der Regel größer als bei *L. sinapis*, auch wenn er bei beiden Arten ab der zweiten Generation kleiner wurde. In 54,8 % aller Fälle (N = 84) fehlte bei Faltern der Art *L. sinapis* der Flügelfleck dann vollständig (Abb. 7, rechts), was bei *L. reali* niemals vorkam. Ein Fehlen des Apikalflecks ist somit ein diagnostisches Merkmal für *L. sinapis*. Beide Arten unterschieden sich in der Häufigkeitsverteilung der Apikalfleckgrößen (zweite und dritte Generation) hochsignifikant voneinander ($\chi^2_{2\,df} = 108{,}1$; $P < 0{,}0001$).

Merkmale der Flügelzeichnung: Färbung der Hinterflügelunterseiten

Ein Großteil der Falter der Art *L. reali* hatte in der ersten Generation eine sehr dunkle Färbung der Hinterflügelunterseiten mit deutlich grüner Schattierung (Abb. 8, ganz links). Auch die Tiere von *L. sinapis* waren in der ersten Generation relativ dunkel auf der Unterseite der Hinterflügel. Anhand der Häufigkeiten der Färbungsausprägungen der Hinterflügelunterseiten konnte in der ersten Generation zwischen beiden Arten kein Unterschied festgestellt werden (♂♂: $\chi^2_{2\,df} = 0{,}509$; $P = 0{,}475$; ♀♀: $\chi^2_{2\,df} = 1{,}935$; $P = 0{,}38$).

In der zweiten und dritten Generation war bei beiden Arten die Hinterflügelfärbung heller als in der ersten Generation. ♂♂ von *L. sinapis* wiesen in 36 von 83 Fällen (43,4 %) und ♀♀ von *L. sinapis* relativ häufig mit 40,5 % der Tiere (N = 84) gar keine dunkle Pigmentierung mehr auf (Abb. 8, ganz rechts), das heißt die Hinterflügelunterseite war vollständig weiß. Für die zweite und dritte Generation war die Häufigkeitsverteilung der Farbschattierungen beider Arten signifikant unterschiedlich (♂♂: $\chi^2_{2\,df} = 103{,}3$; $P < 0{,}0001$; ♀♀: $\chi^2_{2\,df} = 85{,}2$; $P < 0{,}0001$). Eine weiße Hinterflügelunterseite kann beinahe als diagnostisches Merkmal für *L. sinapis* dienen, denn nur in einem einzigen Fall hatte ein ♀ von *L. reali* vollständig weiße Hinterflügelunterseiten.

Bestimmbarkeit über Flügelmerkmale

Versucht man, die Tiere allein über ihre Flügelmerkmale zu bestimmen, so ist dies nur mit Einschränkungen und nur über extreme Merkmalsausprägungen möglich. Von allen ♀♀ von *L. sinapis* (N = 91) konnten 52 Falter (57,1 %) aufgrund fehlender Apikalflecke und/oder weißer Hinterflügelunterseiten flügelmorphologisch dieser Art zugeordnet werden. Allerdings kamen diese Merkmale in unserem Material erst ab der zweiten Generation vor, sodaß es in der ersten Generation vollständig an geeigneten flügelmorphologischen Merkmalsausprägungen für die Artbestimmung mangelt. Des weiteren gab es unter 160 Faltern von *L. reali* ein ♀ (bestimmt nach Genitalmorphologie), das ebenfalls keine Pigmentierung auf der Hinterflügelunterseite aufwies, das heißt in diesem Fall (0,4 % aller ♀♀) wäre ohne Rückgriff auf die Ductuslänge eine Fehlbestimmung erfolgt. ♀♀ von *L. reali* konnten über die Flügelfärbung in keiner einzigen Merkmalsausprägung sicher diagnostiziert werden.

Die einzige Möglichkeit, ♂♂ von *L. reali* sicher zu identifizieren, ist ein konkaver Apikalfleck, der in allen drei Generationen vorgefunden werden konnte. Von allen ♂♂ dieser Art (N = 206) konnten 24,8 % auf diese Weise bestimmt werden. ♂♂ von *L. sinapis* können entweder (vor allem in der ersten Generation) über einen konvexen Apikalfleck oder in den folgenden Generationen über einen weißen beziehungsweise sehr hellen Rand um den Apikalfleck bestimmt werden. Fast die Hälfte aller Tiere der Art *L. sinapis* (48,9 %; N = 92) ließen sich allein über die Apikalfleckausprägung der jeweils richtigen Art zuordnen. Weitere 18,5 %, die sich nicht bereits über den Apikalfleck bestimmen ließen, konnten aufgrund weißer Hinterflügelunterseiten als *L. sinapis* identifiziert werden.

An dieser Stelle soll angemerkt werden, daß Falter aus der Zucht hellere Zeichnungen aufwiesen als solche aus dem Freiland (A. Freese, unpublizierte Beobachtungen). Aus diesem Grund dürfte der Anteil identifizierbarer ♀♀ mit weißen Flügeln beziehungsweise von ♂♂ mit weißen Hinterflügelunterseiten oder weiß umrandeten Apikalflecken im Freiland eher geringer sein als oben angeben.

Insgesamt ist das beste flügelmorphologische Kriterium zur Artbestimmung die Apikalfleckform. Bei einer schrittweisen Diskriminanzanalyse wurde dieses Merkmal als erstes in das Modell aufgenommen (Tab. 9). Die Aufnahme der Färbung der Hinterflügelunterseite und der Apikalfleckgröße verbesserten die Trennungsgüte des Modells. Aber auch nach Aufnahme aller drei Merkmale ist die Trennungsgüte dieses Modells (trotz seiner hohen statistischen Signifikanz) nicht allzu gut, wie an dem immer noch hohen Wert für Wilks λ abzulesen ist.

Tabelle 9: Ergebnisse einer schrittweisen Diskriminanzanalysen für ♂♂ der beiden *Leptidea*-Arten. Berücksichtigt wurden Tiere aus allen Generationen und aus der Zucht wie aus dem Freiland (N = 298). Die Variablen werden entsprechend ihrem Trennvermögen schrittweise in das Modell aufgenommen (angegeben über den *F*-Wert; minimaler *F*-Wert zur Aufnahme ins Modell: 1,0). Die Trennungsgüte des Modells wird über Wilks λ beurteilt (0 = perfekte Trennung; 1 = keine Trennung der Gruppen). Es wird für jeden Schritt der Gesamtwert von Wilks λ angegeben. Signifikante Befunde (*P* < 0,05) **fett** gedruckt.

Merkmal	Schritt	*F*	FG 1	FG 2	*P*	Wilks λ
Fleckform	1	70,0	1	296	**<0,0001**	0,809
Hinterflügel-unterseite	2	46,8	1	295	**<0,0001**	0,699
Fleckgröße	3	38,2	1	294	**<0,0001**	0,618

Diskussion

Unterscheidungsmöglichkeiten der Arten anhand von Ei, Raupe, Präpuppe oder Puppe

Anhand der Präimaginalstadien ist nach unseren Befunden an Tieren nordbayerischer Herkünfte keine Unterscheidung der beiden Arten *L. sinapis* und *L. reali* möglich. Seit der taxonomischen Auftrennung von „*L. sinapis* sensu lato“ wurden — mit Ausnahme der vermeintlichen Unterschiede der Färbung der Puppen (Lorković 1993) — auch von anderen Autoren keine weiteren Berichte über verschieden gefärbte Morphen in Bezug auf die Präimaginalstadien veröffentlicht, die auf eine Uneinheitlichkeit innerhalb des Komplexes schließen lassen. Die externmorphologischen Eigenschaften der Präimaginalstadien haben demnach seit der Aufspaltung der letzten gemeinsamen Stammart von *L. sinapis* und *L. reali* noch keine divergierende Evolution erfahren. Dies steht im Einklang mit der nur subtilen Differenzierung der Präimaginalstadien beider Arten im Hinblick auf Nahrungspräferenzen und Entwicklungsparameter (Freese & Fiedler 2002).

Genitalarmaturen

Hinsichtlich der Maße der Genitalapparate bestätigen unsere Untersuchungen die Befunde früherer Autoren (insbesondere Lorković 1993). Die jeweiligen Längen von Ductus bursae, Aedoeagus und Saccus zeigen bimodale Häufigkeitsverteilungen, wobei *L. sinapis* stets im Mittel signifikant kürzere (und relativ variablere) Genitalmaße als *L. reali* aufweist. ♀♀ konnten ohne Ausnahme eindeutig über die Länge des Ductus bursae bestimmt werden. Nicht immer zweifelsfrei war hingegen die Bestimmung der ♂♂ möglich, denn die Häufigkeitsverteilungen der Aedoeagus- und Sacculängen waren nicht so klar getrennt wie die Ductuslängen der ♀♀. Zu analogen Ergebnissen kamen Lorković (1993), Neumayr & Segerer (1995), Kristal & Nässig (1996a) und Göhl & Buchsbaum (1997). Eine Diskriminanzanalyse zeigte, daß die Aedoeaguswerte bereits die beste Trennung zwischen beiden Arten erlauben, die anderen Genitalmaße (Sacculänge, Ventralplattenform) können in Zweifelsfällen als ergänzende Bestimmungsmerkmale hinzugezogen werden. Aufgrund der stark überlappenden Wertebereiche eignet sich der Quotient Aedoeagus- durch Sacculänge nicht für eine Artbestimmung.

Neue Ergebnisse erbrachten vor allem die Messungen an den Zuchtfaltern. Grundsätzlich waren diese kleiner als Freilandtiere, und dies reflektierte sich auch in ihren Genitalmaßen, die in beiden Geschlechtern signifikant unter denen von Freilandfängen lagen. Ursache für die Größenunterschiede zwischen Freiland- und Zuchttieren kann einerseits Futterkonkurrenz zwischen Larven in den Zuchtbehältnissen sein. Auch war die Futterqualität (Schnittpflanzen) trotz aller Bemühungen um ein feuchtes Mikroklima und regelmäßigen Futterwechsel wohl schlechter als auf lebenden Pflanzen. Ausschlaggebend dürften aber die Temperatur- und Lichtbedingungen gewesen sein, denn nahezu generell führt bei Insekten schnelleres Wachstum zu geringeren Imaginalgrößen (Atkinson 1994).

Unabhängig von den Ursachen für Körpergrößenvariabilität bleibt festzuhalten, daß sich im Falle der *Leptidea*-Arten durch Hinzunahme der Zuchttiere die morphometrischen Grenzen zwischen den beiden Arten durch Verbreiterung der nachgewiesenen Spannweite der Genitalmaße weiter verwischten. Während die ♀♀ über die Ductuslänge immer noch einwandfrei determinierbar waren, wurde bei den ♂♂ die Überlappung so groß, daß immerhin 2,6 % der Zuchtfalter in einer Übergangszone (in Bezug auf die Aedoeaguswerte) lagen. Diese Tiere wären ohne Kenntnis ihrer (einwandfrei identifizierbaren) Mütter nicht zweifelsfrei bestimmbar gewesen.

Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, daß keine absoluten „Grenzwerte“ der Genitallängen für die Artbestimmung existieren. Dennoch gibt es für die Determination der ♀♀ dadurch keine Schwierigkeiten. Unter Berücksichtigung aller uns bekannten, veröffentlichten Daten (Lorković 1993, Neumayr & Segerer 1995, Embacher 1996, Göhl & Buchsbaum 1996, 1997, Hauser 1997, Karsholt 1999, Nelson et al. 2001) sind ♀♀ mit einer Ductus-bursae-Länge kleiner als 0,72 mm stets *L. sinapis* und ♀♀ mit einer Ductus-bursae-Länge größer als 0,75 mm immer *L. reali* zuzuordnen. Allgemeingültige Grenzwerte für die Artzuordnung der ♂♂ anzugeben, ist leider nicht möglich, da es erstens Überschneidungen in den Häufigkeitsverteilungen gibt und zweitens sich diese Werte nach unseren experimentellen Befunden in Abhängigkeit von den Aufzuchtbedingungen beziehungsweise von den jeweiligen klimatischen Verhältnissen des Lebensraumes plastisch ändern. Als Richtwert kann man unter Berücksichtigung aller bereits veröffentlichten Werte angeben, daß Tiere mit einem Aedoeagus kürzer als 1,64 mm mit hoher Wahrscheinlichkeit zu *L. sinapis* und Tiere mit einem Aedoeagus länger als 1,76 mm sehr wahrscheinlich zu *L. reali* gehören. Für die Sacculängen gilt: Individuen mit Werten kleiner als 0,65 mm sind als *L. sinapis* und solche mit Werten größer 0,77 mm höchstwahrscheinlich als *L. reali* einzuordnen. Nur extreme „Ausreißer“ ragen bei diesen Grenzziehungen in die Wertespanne der jeweils anderen Art hinein.

Die von Lorković (1993) aufgestellte Hypothese einer Größenzunahme der Genitalarmaturen von Ost- nach Westeuropa kann unter Berücksichtigung aller bisher bekannten Daten der bereits genannten Autoren nicht aufrechterhalten werden. Tiere aus Spanien beziehungsweise aus den Pyrenäen wiesen in Lorkovićs Untersuchung im Mittel größere Genitalmaße auf als Tiere aus Kroatien. Die hier untersuchten Freilandtiere aus Nordbayern hatten aber im Mittel genausogroße oder sogar größere Genitalmaße als die besagten südwesteuropäischen Falter. Neumayr & Segerer (1995) geben für bayrische Falter mittlere Genitallängen an, die den von uns ermittelten Werten sehr ähneln. Dies bedeutet nicht, daß es keinerlei geographische Variation in den Genitalmaßen gäbe, allerdings scheinen die von Lorković (1993) an Faltern aus Kroatien bestimmten Genitallängen die vergleichsweise kürzesten zu sein (vergleiche Angaben bei Neumayr & Segerer 1995, Embacher 1996, Göhl & Buchsbaum 1996, 1997, Hauser 1997, Karsholt 1999, Nelson et al. 2001). Auch bleibt offen, ob die beobachtete geographische Variation auf erbliche geographische Variabilität oder auf reine (zum Beispiel temperaturbedingte) phänotypische Plastizität zurückzuführen ist.

Mit zunehmender Aedoeaguslänge wird auch der Saccus länger. Dies begründet sich in der Funktionsweise des Genitalapparates: am Saccus ist der Musculus retractor aedoeagi befestigt. Dieser ist für die Bewegung des Aedoeagus verantwortlich (Stekoljnikov 1967, Lorković 1993). Betrachtet man das Längenverhältnis von Aedoeagus zu Saccus, so kann man im Vergleich der beiden Arten einen geringen, aber signifikanten Unterschied feststellen. Dies bedeutet, daß sich die Arten in der Geometrie des männlichen Genitalapparates unterscheiden. Zu einem analogen Ergebnis kamen Neumayr & Segerer (1995). Interessanterweise veränderte sich auch das Längenverhältnis von Aedoeagus zu Saccus unter Zuchtbedingungen deutlich gegenüber den Freilandfängen.

Unterscheidbarkeit der Arten anhand von Flügelfärbung und Form der Ventralplatten

L. reali und *L. sinapis* weisen signifikant unterschiedliche Häufigkeitsverteilungen in den Ausprägungen der untersuchten Flügelmerkmale auf. Eine sichere Artbestimmung war aber über die Flügelfärbung in den meisten Fällen nicht möglich, da die verschiedenen Merkmalsausprägungen häufig bei beiden Arten vorkamen, wenn auch in unterschiedlicher Frequenz. Lediglich extreme Merkmalsausprägungen lassen — wie bereits von Lorković (1993) vermutet — eine zuverlässige Zuordnung zu einer der beiden Arten zu.

Als diagnostische Merkmale können bei den ♂♂ bestimmte Ausprägungen des Apikalflecks gelten. So hatten ♂♂ von *L. reali* niemals konvexe und ♂♂ von *L. sinapis* niemals konkave Flügelflecke. Des weiteren wurde nur bei *L. sinapis* ab der zweiten Generation das Auftreten eines deutlich weißen Randes um den Flügelfleck beobachtet. Bei der Ansprache dieser Merkmale muß man jedoch kritisch vorgehen, denn wenn zum Beispiel der Apikalfleck am Flügelrand in der Stärke der Ausfärbung reduziert ist, läßt sich leicht ein Apikalfleck als konvexer Fleck fehlinterpretieren. Auch ist die Abgrenzung von „grauer Rand“ zu „weißer Rand“ subjektiv. Bei den ♀♀ ist das vollständige Fehlen des Apikalflecks ein diagnostisches Bestimmungsmerkmal für *L. sinapis*, das aber erst ab der zweiten Generation auftritt. ♀♀ mit vollständig weißen Hinterflügelunterseiten lassen sich mit hoher Wahrscheinlichkeit *L. sinapis* zuordnen. Nur 25,8 % aller Tiere ließen sich über die Flügelmerkmale auf die Art bestimmen, wobei ♂♂ (32,0 % von 300 Tieren) häufiger als ♀♀ (18,3 % von 251 Tieren) auf diese Weise korrekt bestimmt werden konnten.

Während sich demnach die bei Lorković (1993) und Kristal & Nässig (1996) beschriebene Differenzierung der Flügelfärbung — wenn auch nur als „Tendenzmerkmale“ von eingeschränktem diagnostischen Wert — nachvollziehen ließen, konnte die von Réal (1988) und Lorković (1993) postulierte unterschiedliche Flügelform beider Arten nicht bestätigt werden, was auch Göhl & Buchsbaum (1996) nicht gelang.

Anhand der untersuchten Flügelzeichnungen lassen sich *L. reali* und *L. sinapis* als zwei statistisch signifikant unterschiedliche Morphospezies darstellen. Lorković (1950) schrieb über „*L. sinapis* sensu lato“ folgendes: „*L. sinapis* zeigt nämlich eine viel größere Variabilität [in der Flügelzeichnung] als die übrigen *Leptidea*-Arten. [...] *sinapis* [zeigt] auffällige Unterschiede, und zwar nicht nur in entfernten Gebieten, sondern auch an ein und derselben Lokalität.“ Diese starke Variabiliät innerhalb der Art „*L. sinapis* sensu lato“ läßt sich nach heutiger Kenntnis darauf zurückführen, daß zum Zeitpunkt der Abfassung dieser Arbeit von Lorković zwei (ohnehin polymorphe) Arten als eine „Art“ zusammengefaßt waren, deren Merkmalsverteilungen sich freilich stark überschneiden.

Beide Arten weisen sowohl einen Sexualdimorphismus als auch einen Saisonpolymorphismus (= sich jährlich wiederholender und durch die Umwelt kontrollierter Wechsel des Phänotyps in aufeinanderfolgenden Generationen multivoltiner Arten; siehe Shapiro 1976) auf. Die weiblichen Falter sind heller gefärbt als die ♂♂, und innerhalb eines Jahres werden die Tiere mit jeder Generation heller, wie dies für viele Pieriden typisch ist (Kingsolver 1995, Brakefield 1996). Die Reduktion der Stärke der dunklen Pigmentierung in den Sommergenerationen soll eine Überhitzung der Falter verhindern (Watt 1968, Kingsolver 1987, Kingsolver & Wiernasz 1991). Jede Generation mit unterschiedlich starker Pigmentierung der Tiere soll an die jeweiligen kühlen (Frühjahr) beziehungsweise warmen (Sommer) Umweltbedingungen angepaßt sein und so die höchste Fitneß in jeder Saison gewährleisten (Brakefield 1996). Gemäß Kingsolver (1987) kann die Fekundität der ♀♀ bei Pieriden stark an die Flugaktivität gekoppelt sein, die wiederum an Zeiten mit Sonnenschein gebunden ist. Allerdings liegen für

Leptidea-Arten noch keine ökophysiologischen Studien vor, die vergleichbare Einflüsse der Flügelpigmentierung auf die Fitneß der Falter belegen würden.

Die Falter der zweiten Generation aus dem Freiland unterschieden sich in ihrer Färbung je nach betrachtetem Merkmal teilweise signifikant von denen aus der Zucht, die im Mittel eine noch schwächere Pigmentierung aufwiesen. Dies läßt sich mit den unterschiedlichen Aufzuchtbedingungen erklären. Sowohl die Temperaturbedingungen als auch die Photoperiode während der Entwicklung der Tiere beeinflussen die Ausprägung des Phänotyps (Nijhout 1991). Da die Zuchttiere sich unter ausgeprägteren Langtagbedingungen (18:6 h Hell-Dunkel-Tageszyklus) und unter wärmeren Temperaturverhältnissen (konstant 25 °C) entwickelten als die Freilandtiere, prägten die Zuchtfalter eine geringere Pigmentierung der Flügel aus. Lorković (1950) beschreibt für die Gattung *Leptidea*, „daß eine niedere Temperatur beziehungsweise eine langsame Entwicklung eine Reduktion der Pigmentierung auf der Oberseite der Flügel [grauere, aber größere Apikalflecke] und starke, schwarze und gelbe (grüne) Färbung auf der Unterseite hervorruft, wie auch umgekehrt hohe Temperatur starke schwarze Pigmentierung der Vorderflügeloberseite (schwarze [aber kleinere] Apikalmakel) und Schwinden der Pigmentierung auf der Unterseite der Hinterflügel zur Folge hat, so daß die Unterseite rein weiß oder gelblich ohne jede dunkle Zeichnung sein kann.“ Diese Darstellung steht im Einklang mit unseren Zuchtbefunden und trifft für *L. sinapis* und *L. reali* gleichermaßen zu, wenn auch mit unterschiedlichen Ausprägungen und Häufigkeiten der „extremen“ Phänotypen.

Ähnlich wie bei den Flügelzeichnungen gab es auch bei den Formen der Ventralplatten (= 8. Abdomonalsternit) eine zwischen den Arten signifikant unterschiedliche Häufigkeitsverteilung. *L. sinapis* besaß vorwiegend Ventralplatten mit einem langen seitlichen Fortsatz, wohingegen *L. reali* hauptsächlich Ventralplatten mit einem starken „Oberbau“ und ohne beziehungsweise mit einem nur kurzen seitlichen Fortsatz besaß. Einen sicheren diagnostischen Wert besitzen diese Merkmale allerdings nicht, denn jeder Typ kam bei beiden Arten vor, jedoch ist die Wahrscheinlichkeit der korrekten Bestimmung bei Tieren mit extremer Ausprägung der Ventralplatten relativ hoch. Wie von Kristal & Nässig (1996a) beschrieben, können die Ventralplatten bei ansonsten nicht eindeutig zu bestimmenden Tieren zur Determination mit einbezogen werden.

Die Tiere ausschließlich über äußerlich erkennbare Merkmale wie Flügelfärbung und Ventralplattenform zuverlässig auf die Art zu bestimmen, ist nicht in allen Fällen möglich (in unserem Material gelang dies nur bei 47,7 % der ♂♂ und 20,7 % der ♀♀). Insbesondere können ohne aufwendige anatomische Präparation der Genitalapparaturen nur die extremen Phänotypen zweifelsfrei determiniert werden. Dies bestätigen auch andere Autoren, die sich eingehender (wenn auch meist mit kleineren Stichproben, ohne Einbeziehung von Zuchttieren und teils ohne statistische Absicherung ihrer Resultate) mit *L. reali* beschäftigt haben (Embacher 1996, Kristal & Nässig 1996a, Göhl & Buchsbaum 1997). Insgesamt läßt sich festhalten, daß sowohl bei den männlichen als auch bei den weiblichen Faltern die Genitallängen das geeignetste Bestimmungsmerkmal sind. Flügelfärbungen und die Form der Ventralplatten können bei schwer einzuordnenden Tieren (insbesondere dann, wenn man für einen Standort die Grenzwerte für die Aedoeaguslängen nicht kennt) als ergänzende Bestimmungsmerkmale hinzugezogen werden. Über die Eignung verschiedener Merkmale für die Artbestimmung gibt Tab. 10 Aufschluß.

Abschließend folgt aus unseren Untersuchungen, daß eine einigermaßen sichere Trennung der beiden Arten *L. reali* und *L. sinapis* ausschließlich anhand der in der Literatur bereits gut dokumentierten Genitalmaße möglich ist. Aber selbst dies muß unter Berücksichtigung unserer Ergebnisse an Zuchtfaltern eingeschränkt werden: die Bestimmbarkeit von ♂♂ ist in einem intermediären Wertebereich mit Unsicherheiten behaftet (Aedoeaguslänge: 1,64–1,70 mm, Saccuslänge: 0,64–0,72 mm). Die untersuchten Flügelmerkmale wie auch die Ventralplatten können nur im Falle extremer Ausprägungen als verläßliche Bestimmungshilfen angesehen werden.

Tabelle 10: Von verschiedenen Autoren aufgestellte Hypothesen zur Unterscheidung von *L. sinapis* und *L. reali* und die im Rahmen dieser Studie beobachtete Eignung zur Artbestimmung.

Unterscheidungsmerkmal	Autor(en)	Eignung zur Artdetermination
Eigröße	Freese & Fiedler (diese Arbeit)	nein
Struktur der Mikropyle	Freese & Fiedler (diese Arbeit)	nein
Kopfkapselbreite	Freese & Fiedler (diese Arbeit)	nein
Puppenfärbung	Lorković (1993)	nein
Genitalmorphologie	Réal (1988), Lorković (1993)	ja, bei ♂♂ unter Zuchtbedingungen nicht zweifelsfrei
Sklerotisierung des Ductus bursae	Réal (1988), Lorković (1993)	nein
Form der Ventralplatten	Kristal & Nässig (1996)	gegebenenfalls als zusätzliches Merkmal bei Bestimmungsschwierigkeiten
Flügelfärbung	Réal (1988), Lorković (1993), Kristal & Nässig (1996)	ja, aber nur extreme Merkmalsausprägungen
Flügelform	Réal (1988), Lorković (1993), Kristal & Nässig (1996)	nein

Für die Freilandarbeit bedeutet dies, daß eine Determination lebender Falter nach wie vor nur in einem relativ geringen (und zwischen den Generationen variablen) Prozentsatz möglich ist. Die Entnahme und anatomische Untersuchung von Belegtieren bleibt demnach auch in Zukunft der einzig sichere Weg, wenn es zu entscheiden gilt, welche der beiden *Leptidea*-Arten man vor sich hat.

Danksagung

Wir danken der Regierung von Oberfranken für die Erteilung der notwendigen artenschutzrechtlichen Ausnahmegenehmigung (A2031-2/98). Jörg Hager half tatkräftig bei der Beschaffung des Zuchtmaterials.

Literatur

Atkinson, D. (1994): Temperature and organism size — a biological law for ectotherms? — Advances in Ecological Research **25:** 1–58.

Beneš, J., Konvička, M., Vrabec, V., & Zámečník, J. (2003): Do the sibling species of small whites, *Leptidea sinapis* and *L. reali* (Lepidoptera, Pieridae), differ in habitat preferences? — Biologia, Bratislava, **58** (5): 943–952.

Bink, F. A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. — Haarlem (Schuyt & Co.), 512 S.

Brakefield, P. (1996): Seasonal polyphenism in butterflies and natural selection. — Trends in Ecology and Evolution **11** (7): 275–277.

Ebert, G., & Rennwald, E. (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band **1**, Tagfalter I. — Stuttgart (Eugen Ulmer), 552 S.

Embacher, G. (1996): Contribution to the distribution and biology of *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758) and *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (Lepidoptera: Pieridae, Dismorphiinae). — Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen **48** (3/4): 107–112.

Freese, A., & Fiedler, K. (2002): Experimental evidence for specific distinctness of the two wood white butterfly taxa, *Leptidea sinapis* and *L. reali* (Pieridae). — Nota lepidopterologica **25** (1): 39–59.

Göhl, K., & Buchsbaum, U. (1996): *L. reali* Reissinger, 1989 auch in Thüringen (Lepidoptera, Pieridae). — Mitteilungen des Thüringer Entomologenverbandes **3** (2): 46–55.

——, & —— (1997): *Leptidea sinapis* L. und *L. reali* Reiss. in Thüringen — Ergebnisse der bisher durchgeführten Untersuchungen (Lepidoptera, Pieridae). — Mitteilungen des Thüringer Entomologenverbandes **4** (2): 58–70.

Hauser, E. (1997): *Leptidea sinapis* (Linnaeus 1758) und *Leptidea reali* (Reissinger 1989): zwei verschiedene Arten? (Lepidoptera, Pieridae). — Beiträge zur Naturkunde Oberösterreichs **5:** 65–75.

Karsholt, O. (1999): Dagsommerfugleslægten *Leptidea* Billberg i Danmark. — Lepidoptera **7:** 237–249.

Kingsolver, J. G. (1987): Evolution and coadaptation of thermoregulatory behavior and wing pigmentation in pierid butterflies. — Evolution **41:** 472–490.

—— (1995): Fitness consequences of seasonal polyphenism in Western White butterflies. — Evolution **49:** 942–954.

——, & Wiernasz, D. C. (1991): Seasonal polyphenism in wing-melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. — American Naturalist **137:** 816–830.

Koch, M. (1991): Wir bestimmen Schmetterlinge. — 3. Aufl., Radebeul (J. Neumann-Neudamm).

Kristal, P. M., & Nässig, W. A. (1996a): *Leptidea reali* Reissinger, 1989 auch in Deutschland und einigen anderen europäischen Ländern (Lepidoptera, Pieridae). — Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **16** (4): 345–361.

——, & —— (1996b). Korrektur zur Meldung über das Vorkommen von *Leptidea reali* Reissinger 1989 in Deutschland und einigen anderen Ländern (Lepidoptera: Pieridae). — Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **17** (3): 259–261.

Laštůvka, Z., Králíček, M., Jakeš, O., & Štěrba, V. (1995): *Leptidea reali* — nový druh běláska v České republice a na Slovensku / Leptidea reali — eine neue Weissling-Art in der Tschechischen Republik und in der Slowakei (Lepidoptera, Pieridae). — Klapalekiana, Brno, **31:** 35–39.

Lorković, Z. (1950): Neue ostasiatische Arten und Rassen der Gattung *Leptidea* nebst Nomenklaturberichtigungen. — Period. Biol., Zagreb, **2/3:** 57–76.

—— (1993): *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (= *lorkovicii* Real 1988), a new European species (Lepid., Pieridae). — Natura Croatica, Zagreb, **2** (1): 1–26.

Martin, J., Gilles, A., & Descimon, H. (2003): Species concepts and sibling species: the case of *Leptidea sinapis* and *Leptidea reali*. — S. 459–476 *in:* Boggs, C. L., Watt, W. B., & Ehrlich, P. R. (Hrsg.), Butterflies: ecology and evolution taking flight. — Chicago (The University of Chicago Press), xvii + 739 S.

Mazel, R., & Leestmans, R. (1996): Relations biogéographiques, écologiques et taxinomiques entre *Leptidea sinapis* Linné et *L. reali* Reissinger en France, Belgique et régions limitrophes (Lepidoptera: Pieridae). — Linneana Belgica **15** (8): 317–328.

——, & —— (1999): Seconde contribution à l'étude des relations entre *Leptidea sinapis* Linné et *L. reali* Reissinger en France, Belgique et quelques autres contrées européennes (Lepidoptera: Pieridae). — Linneana Belgica **17** (4): 155–168.

Nash, R., Hughes, M., Nelson, B., & Warren, M. (2001): Real's Wood White *Leptidea reali* Reissinger — a butterfly new to Britain and Ireland. — Atropos **14:** 12–15.

Nelson, B., Hughes, M., Nash, R., & Warren, M. (2001): *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (Lep.: Pieridae): a butterfly new to Britain and Ireland. — Entomologist's Record and Journal of Variation **113:** 97–102.

Neumayr, L., & Segerer, A. H. (1995): *Leptidea reali* Reissinger, 1989 in Bayern (Lepidoptera, Pieridae). — Galathea, Berichte des Kreises Nürnberger Entomologen, **11** (4): 139–150.

Nijhout, H. F. (1991): The development and evolution of butterfly wing patterns. — Washington, London (Smithsonian Institution Press), xvi + 297 S.

Rákosy, L. (1996): *L. reali* Reissinger 1989 (Lepidoptera: Pieridae) specie nouă pentru Romanici. — Bul. Inf. Soc. Lepid. Romania **7** (3/4): 171–177.

Réal, P. (1988): Lepidoptéres nouveaux principalement Jurassiens. — Memoires de Comité Liaison pour les Recherches Ecofaunistiques dans le Jura, Besançon, Publ. apériod., S. 17–24.

Reissinger, E. J. (1989): Checkliste Pieridae Duponchel, 1835 (Lepidoptera) der Westpaläarktis (Europa, Nordwestafrika, Kaukasus, Kleinasien). — Atalanta **20:** 149–185.

Shapiro, A. M. (1976): Seasonal polyphenism. — Evolutionary Biology **9:** 259–333.

StatSoft (2003): Statistica für Windows, Version 6. — Stasoft Inc., Tulsa, Oklahoma/USA.

Stekoljnikov, A. A. (1967): Filogenetičeskije svjazi vnutri Rhopalocera na osnove funkcionalnjoj morfologiji genitalnogo aparat. — Entomologicheskoje obozrenje **46:** 1–24.

Thomas, J., & Lewington, R. (1991): The butterflies of Britain and Ireland. — London (Dorling Kindersley), 224 S.

Watt, W. B. (1968): Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias* butterflies: Variation in melanin pigment in relation to thermoregulation. — Evolution **22:** 437–458.

Eingang: 23. iii. 2004

 ISSN 0723-9912